

ニホンイシガメにおける記憶力と社会学習能力

木原来翔

606-8502 京都府京都市左京区北白川追分町 京都大学大学院理学研究科動物行動学研究室

Memory and social learning in the Japanese pond turtle (*Mauremys japonica*)

By Ruto KIHARA

Laboratory of Ethology, Department of Zoology, Graduate School of Science, Kyoto University, Sakyo, Kyoto, 606-8502, Japan

はじめに

爬虫類の中でもカメ類は色や形を識別する優れた視覚や帰巣能力により、一部の種において様々な認知能力の研究が行われている。例としては色と報酬を関連付けた学習において、学習完了から時間をおいて再び実験を行うことによる長期記憶能力について研究が行われており (Davis and Burghardt, 2007 ; 2012 ; Gutnick et al., 2020), これらの能力は、ライフスパンが長いカメ類において有利に働くと推測されている。また他個体の学習実験を観察することにより、学習実験を未経験の個体でも複雑なタスクをこなすことができるようになる社会学習能力についても実験が行われてきた (Davis, 2009 ; Davis and Burghardt, 2011 ; Wilkinson et al., 2010)。社会学習能力は、同種他個体を観察・模倣することで新たな能力を獲得することと定義され、群れを作る動物で研究が行われてきたが、社会性がないとされるカメ類においても発見される結果となった。

このようにカメ類において認知研究は増えつつあるが、これらの研究はリクガメ科とヌマガメ科を対象としたものに集中しており、イシガメ科においてはいずれの認知能力についても研究がほとんどない (石原・西山, 1978 ; Lin et al., 2021 ; 2024)。そこでイシガメ科の認知能力に注目し、

ニホンイシガメ (*Mauremys japonica*) を用いて、1) 色と報酬を関連させた条件付け学習、2) 冬眠を挟んだ約 7 か月の期間を開けた学習実験による長期記憶能力、3) 同種他個体の観察による社会学習能力を検証する 3 つの実験を行った。

方法

実験には京都府南丹市美山町芦生研究林 (京都大学フィールド科学教育研究センター) を流れる由良川において捕獲したニホンイシガメ (計 33 個体) を用いた。捕獲した個体は屋外水槽にて、実験の条件ごとに異なるように水槽に分け、小集団で飼育した。飼育から最低 1 週間馴化させたのち実験に用いた。餌は市販の人工飼料を与えて実験に用いる餌に慣れさせ、体調は健康であるよう管理した。

実験は 2023 年 5 月~10 月、2024 年 5 月~10 月の間に、屋外水槽 (1m*2m, 水深 0.1m) にて行い、気温は外部環境のものとした。カメの活動に十分な日光浴の時間を確保するために、実験は雨の降っていない午後から行った。

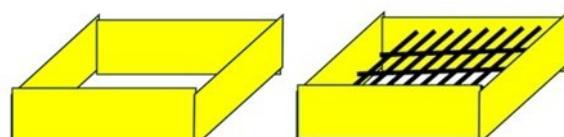


図 1. 正解の実験用ボックス (左) と不正解の実験用ボックス (右)

実験には、赤色と黄色の箱の2パターンを用意し、それぞれの色で正解用のボックスおよび不正解のボックスを用意した(図1)。これらを用い、赤または黄色という色の違いと報酬を結び付ける条件付け学習を実施した。以下実験用ボックスと記載する。実験用ボックスは底に穴の開けたものと底にスリットを開けた2種類を用意し、穴の開いた実験ボックスの中に報酬として浮上性の餌を入れることで、カメは箱の下から潜り、ボックス内水面へと浮上して餌を食べることができるようとした。これを条件付け学習における正解の実験用ボックスとする。一方スリットの開いた実験用ボックスは餌の臭いは水中に拡散するが、カメが下に潜り込んでもスリットに阻まれ餌を食べることはできない。こちらは不正解の実験用ボックスとする。実験個体のカメは報酬を得るためにどちらかの実験用ボックスを選択し、箱の下に入り込むことになる。箱の色を除いて実験用ボックスの外観は同等であり、餌の入手可能性を知るためにには箱の下に入り込む必要があるため、色情報と関連付けることなく実験用ボックスを選択することはカメにとって困難である(図2)。

報酬として与える餌は市販の浮上性の餌(直径5~5.5mm)を用いた。餌の量は体サイズを考慮し、1回の実験で成体は10ペレット、幼体は5ペレットを与えた。成体の基準は一般にニホンイ

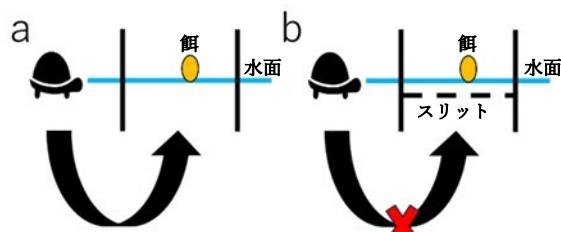


図2. 実験用ボックスの選択。aは正解の実験用ボックス。カメが下から潜り込み餌を食べることができる。bは不正解の実験用ボックス。下に潜り込んでもスリットによって餌を食べることができない。

シガメの成長が鈍化する8歳以上とし(矢部, 1994; Kagayama, 2020), 甲板の年輪数を数えて年齢を算出した。実験終了後は、時間においてその結果に関わらず十分なだけの餌を与えた。

実験個体が実験用ボックスを選択したと判断する基準はカメの頭が実験用ボックスの下に入り込むこととし、最初に下に入り込んだ実験用ボックスをその個体の選択とした。これは下に入り込むことで餌を入手できるか否かをカメが目視で確認できると判断したためである。したがってカメが実験用ボックスに接触することや、頭以外の体の一部が実験用ボックスの下に入り込むことは実験個体が実験用ボックスを選択したとは判断しなかった。

実験1: 2023年5月~10月に、ニホンイシガメ13個体(成体8個体、幼体5個体)に対して実験用ボックスを用いて条件付け学習を行った。水槽内の端に2色の実験用ボックスを設置し、仕切り板を挟んだもう一方側に実験に用いるニホンイシガメ1個体を入れた(図3)。10分間馴化させたのち、実験用ボックスに餌を投入した。その後、仕切り板を外すことで実験を開始し、ビデオカメラで最長10分間、ニホンイシガメが実験用ボックスを選択する様子を記録した。この実験をそれぞれの個体に複数回行い正解の実験用ボックスを選択するよう学習するかを調べた。実験は最初の選択が行われた時点で終了し、正解の実

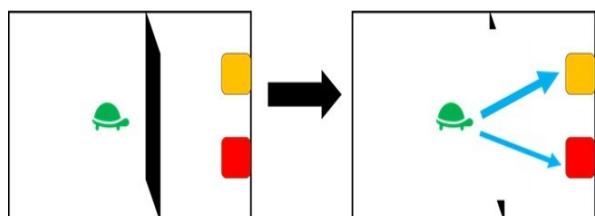


図3. 実験アリーナの配置。アリーナ端に2色の実験用ボックスを設置し、仕切り板を挟んだ反対側にカメを入れる。馴化後、仕切り板を外しカメの選択を記録する。

験用ボックスを選んだ場合はそのままボックス内の餌を食べさせ、不正解の実験用ボックスを選んだ場合はアリーナから実験個体を取り除いた。10分以上選択がない場合はモチベーションがないとして、実験データからは除いた。実験ごとに水は入れ替え、以前の実験の影響が残らないようにした。実験の順番、実験用ボックスの配置はランダム化し、採餌モチベーションを確保するため最低1日開けて実験を行った。また長期間実験間隔が空くことは学習内容の忘却につながると考え、1週間に2回は必ず実験を行った。色の選好性が存在することも考え半数のグループは赤色を、もう一方のグループは黄色を正解の実験用ボックスとした。

解析はRを用いた(R Core Team,2022)。選択の正解、不正解を目的変数に、実験回数、年齢(成体、幼体)、性別(オス、メス)、を説明変数、個体IDをランダム効果としたロジスティクス回帰による一般化線形混合モデル(GLMM: Generalized Linear Mixed Model)を行った。

実験2: 実験1に用いたニホンイシガメのうち、冬眠明けの10個体(成体6個体、幼体4個体)を用いて、2024年5月~7月に実験を行った。実験1と同様に、2色の実験用ボックスを水槽内に設置し、実験個体のニホンイシガメを仕切りと共に入れた。10分間実験環境に馴化させた後、実験用ボックスに餌を入れ、仕切りを取り除き実験を開始し、最長10分間観察した。この実験を複数回、使用する個体順をランダムにして行い、色と報酬の関係を再度学習させた。個体ごとの正解の色は実験1と同様である。実験用ボックスの配置はランダムに左右を入れ替えることで、空間学習による影響を除いた。最初の選択が行われた時点で実験は終了し、実験ボックスを選択するまでに10分を超えた場合は実験データから取り除き、

実験ごとに水を入れ替えた。実験は最低1日を空けて行い、長く間隔が空かないよう1週間に2回は必ず実験を行った。

解析はRによるGLMMを行い(R Core Team,2022)、目的変数に正答率、説明変数に実験回数、年齢(成体、幼体)、性別(オス、メス)、ランダム効果に個体IDを入れた。また実験1と比較することで冬眠を挟んだ長期の学習の記憶の影響を検証した。

実験3: 社会学習は同種他個体を観察・模倣することによる能力の獲得のことであり、実験には学習済みの実演者と未経験の観察者を用意し、2024年7月~10月にかけて2段階の実験を行った。実演者には実験2で十分に学習し、正答率が安定して高い(学習実験の最後5回での正答率が80%以上)ニホンイシガメの実験個体(成体3個体、幼体3個体)を用いた。観察者には実験年に新たに捕獲したニホンイシガメ18個体(成体10個体、幼体8個体)を用いた。

1段階目の実験は観察による学習実験で、図4のように水槽内の端にあらかじめ餌を入れておいた2色の実験用ボックスを設置し、仕切り板を挟んだもう一方に実演者のニホンイシガメを1個体入れた。観察者は実験用ボックスの間に透明の仕切り板を挟んで入れ、実験用ボックスの観察者側の一面を図5のように透明にすることで、実演者が実験用ボックスを選択し餌を食べる様子

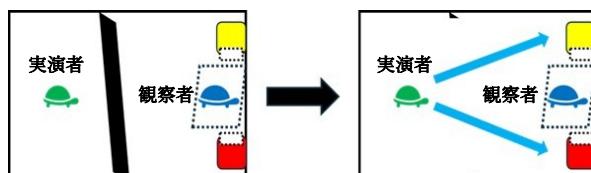


図4. 実験4の1段階目におけるアリーナの配置。

観察者は透明の仕切りで隔離し、実験用ボックスの観察者側の一面を透明にすることで、実演者が実験用ボックスを選択し餌を食べる様子を観察できる。破線は透明な仕切りを示す。

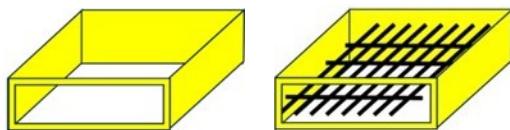


図5. 実験4の1段階目の実験用ボックス. 一側面を透明にすることで, 実演者が実験用ボックスを選択し餌を食べる様子を観察できる.

を観察できるようにした. 10分間馴化させた後, 実演者を遮る仕切り板を取り除き, 実演者に実験用ボックスを選択させ, 内部の餌を食べる様子を観察者に10分間観察させた. この様子をビデオカメラで撮影し, 実演者の最初の選択の正答率, 実演者, 観察者の行動を記録した. この実験では実演者の選択の正解不正解に関わらず実験を続け, 実演者が最初の選択を行った後にもう一方の実験用ボックスを選択しても実験を止めなかつた. 観察者を年齢の若い実演者を観察するグループと成熟した実演者を観察するグループに分け実演者の年齢による影響を調べた. 実験順, 実験用ボックスの配置, グループ内での実演者, 観察者の組み合わせはランダム化した. 観察者への実演者の提示は学習に十分なだけ繰り返す必要がある. 実験1, 2の結果を踏まえ20回以上実験を繰り返せば正答率の変化が大きくなると考え, 本実験では20回観察を行わせた.

2段階目の実験は観察者の観察による学習の結果を確認する実験で, 1段目の20回の学習実験が終わり次第, 採餌モチベーションを確保するため2, 3日の期間を開けたのちに実施した. 水槽内の端に2色の実験用ボックスを設置し, 仕切り板を挟んだもう一方に観察者のニホンイシガメを1個体入れた. 10分間馴化させたのち, 実験用ボックスに餌を投入した. 仕切り板を外すことで実験を開始し, ビデオカメラで最長10分間, 観察者が実験用ボックスを選択する様子を記録した. 実験は最初の選択が行われた時点で終了し,

正解の実験用ボックスを選んだ場合はそのままボックス内の餌を食べさせ, 不正解の実験用ボックスを選んだ場合はアリーナから実験個体を取り除いた. 10分以上選択がない場合はモチベーションがないとして, 実験データからは除いた. 実験ごとに水を入れ替え, 以前の実験の影響が残らないようにした. 実験の順番, 実験用ボックスの配置はランダム化し, 実験順, 空間配置を手掛かりとした学習の影響を取り除いた. 同一個体に対し1日1回の実験を複数回行い, 採餌モチベーションを確保するため実験間隔は最低1日開けた. また長期間実験間隔が空くことは学習内容の忘却につながると考え, 1週間に2回は必ず実験を行った.

解析はRによるGLMMを行い(R Core Team, 2022), 目的変数に正答率, 説明変数に実験回数, 観察者の年齢(成体, 幼体), 観察者の性別(オス, メス), 実演者の年齢(成体, 幼体), ランダム効果に個体IDを入れた. 実験1と比較することで実演者を観察することによる学習への影響を検証した.

結果

結果1: 図6は縦軸を正答率, 横軸を実験回数として, 実験回数の増加により正答率がどう変化しているかを示している. 95%信頼区間も併記している. 実験回数は正答率に影響を与えており (Est= 0.024, SE= 0.010, z= 2.323, P= 0.020), 実験開始時は正答率が0.5(50%)に近く, 実験回数を重ねることで正答率が上昇していた. 年齢は正答率に対し有意に影響を与えており (Est= 0.456, SE= 0.221, z= 2.060, P= 0.039) (図7), 若い個体のほうが実験初期から正答率が高かった. 性別には有意差が見られなかった (Est= 0.197, SE= 0.240, z= 0.820, P= 0.412).

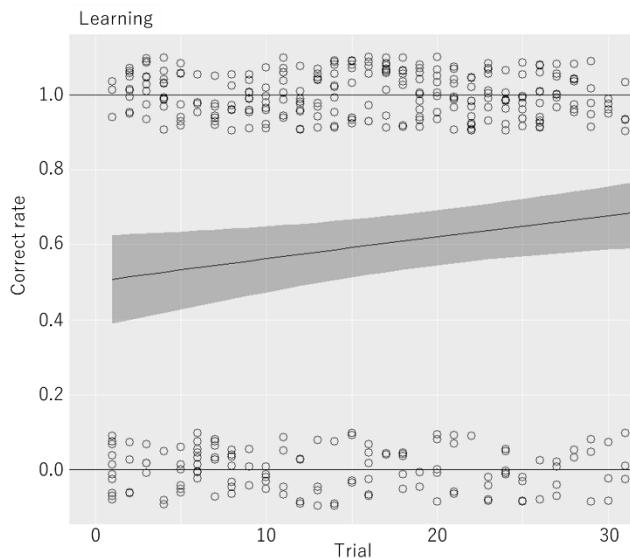


図6. 学習による正答率の変化. 横軸に実験回数, 縦軸に正解 (1) 不正解 (0) の 2 値をプロットしたロジスティクス回帰のグラフ. 回帰線付近の範囲は 95% 信頼区間を示している.



図7. 年齢で比較した学習による正答率の変化. 横軸に実験回数, 縦軸に正解 (1) 不正解 (0) の 2 値をプロットしたロジスティクス回帰のグラフ. 回帰線付近の範囲は 95% 信頼区間を示している. 年齢 (赤: 成体, 青: 幼体) によってグループ分けしている.

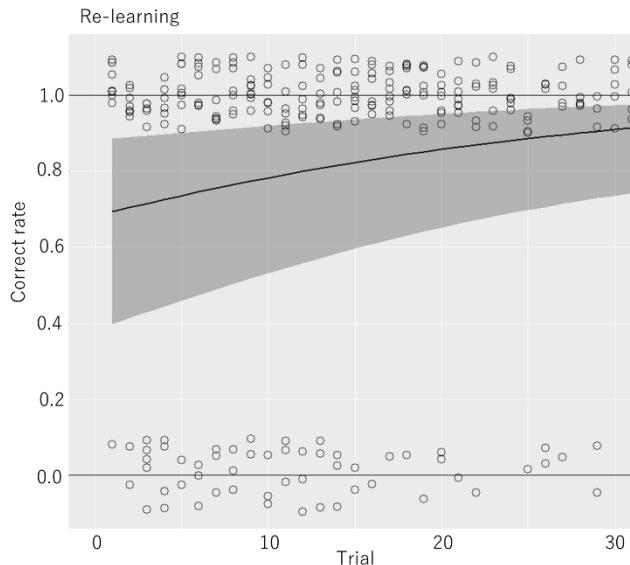


図8. 再学習による正答率の変化. 横軸に実験回数, 縦軸に正解 (1) 不正解 (0) の 2 値をプロットしたロジスティクス回帰のグラフ. 回帰線付近の範囲は 95% 信頼区間を示している.



図9. 学習と再学習との間での正答率の変化の比較. 横軸に実験回数, 縦軸に正解 (1) 不正解 (0) の 2 値をプロットしたロジスティクス回帰のグラフ. 回帰線付近の範囲は 95% 信頼区間を示している. 赤: 1 回目の学習 (実験 1), 青: 2 回目の再学習 (実験 2) によってグループ分けしている.

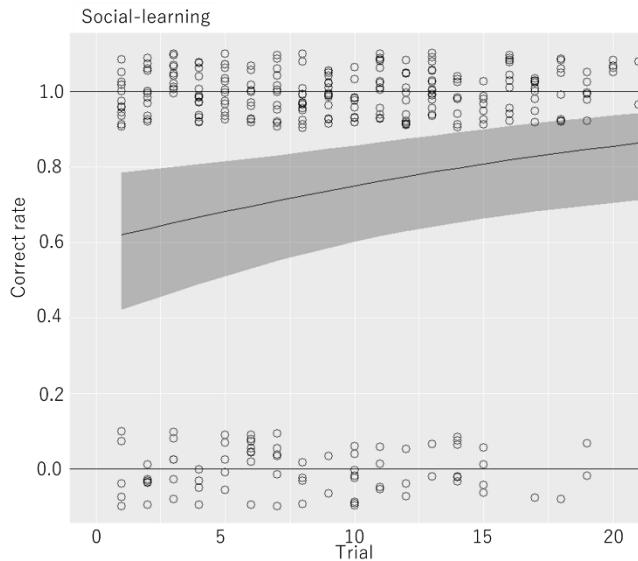


図 10. 社会学習による正答率の変化. 横軸に実験回数, 縦軸に正解 (1) 不正解 (0) の 2 値をプロットしたロジスティクス回帰のグラフ. 回帰線付近の範囲は 95% 信頼区間を示している.

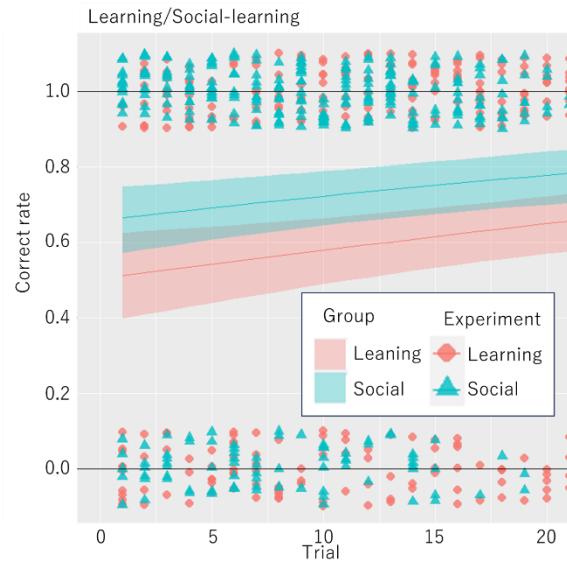


図 11. 学習と社会学習との間での正答率の変化の比較. 横軸に実験回数, 縦軸に正解 (1) 不正解 (0) の 2 値をプロットしたロジスティクス回帰のグラフ. 回帰線付近の範囲は 95% 信頼区間を示している. 赤: 学習 (実験 1), 青: 社会学習 (実験 3) によってグループ分けしている.

結果 2: 実験回数は正答率に影響を与えていた ($Est= 0.051$, $SE= 0.018$, $z= 2.860$, $P= 0.004$). 年齢, 性別には有意差が見られなかった ($Est=0.670$, $SE=0.859$, $z=0.780$, $P=0.435$, $Est=-0.264$ $SE=0.891$, $z=-0.296$, $P=0.767$). 図 8 は縦軸を正答率, 横軸を実験回数として, 実験回数の増加により正答率がどう変化しているかを示している. 実験回数を重ねることで正答率が上昇していた. 実験 1 と比較すると正答率に有意差が見られた ($Est=0.728$, $SE=0.193$, $z=3.781$, $P<0.001$). 図 9 は縦軸を正答率, 横軸を実験回数として, 実験を重ねることによる正答率の変化を 1 回目の学習と 2 回目の学習で比較している. グラフから 1 回目の学習と比べて, 2 回目の再学習においては実験回数が少ないところから正答率が高く, 実験を重ねることでより高い正答率となっている. また実験回数が 20 回以上になると正答率は 8 割程度で安定している.

結果 3: 図 10 は縦軸を正答率, 横軸を実験回数として, 実験回数の増加により正答率がどう変化しているかを示している. 実験回数は観察者の正答率に影響を与えており ($Est=0.067$, $SE=0.027$, $z=2.471$, $P=0.014$), 学習を重ねるほど正答率は上昇していた. 観察者の年齢, 性別には有意差が見られなかった ($Est=0.327$, $SE=0.419$, $z=0.781$, $P=0.435$, $Est=-0.202$, $SE=0.440$, $z=-0.460$, $P=0.645$). 実演者の個体の年齢にも有意差は見られなかった ($Est=0.128$, $SE=0.425$, $z=0.301$, $P=0.763$).

図 11 は縦軸を正答率, 横軸を実験回数として, 実験を重ねることによる正答率の変化を実演者の観察なしの学習 (実験 1) と実演者の観察ありの学習 (実験 3) で比較している. 実験 1 と比較すると正答率に有意差が見られ ($Est=0.635$, $SE=0.211$, $z=3.009$, $P=0.003$), 同種他個体の実演者を観察した個体のほうがより高い正答率と

なった。

考察

ニホンイシガメが色を手掛かりに学習を行うこと、長期記憶能力をもつこと、社会学習能力があることがそれぞれ示唆された。イシガメ科などを含むリクガメ上科のカメ類において広く発達した認知能力が確認されることから、これらの能力はカメ類において共通している可能性がある。いずれの結果も実験下でのものであるため、これらの高い認知能力がどのように利用され、適応度にどのように影響するかについては、野生下での研究、観察が必要となる。本研究では実験1でのみ年齢による影響が確認された。好意的に見るならば実験2、3では正答率が底上げされたことで有意差が検出されにくくなつたと考えられる。一般に認知能力は年齢の影響を受け、ヌマガメ科のニシキガメにおいて幼体の期間での経験が生息地の移動に重要であることを示す論文もある (Roth and Krochmal, 2015)。しかし本研究において年齢は恣意的に区分していることから、年齢の影響については更なる実験と年齢の実数による解析が必要となる。

本研究とは条件が異なるものの、似たような実験、解析を行っている他の研究論文における他種のカメの認知能力と比較しても、学習による十分な正答率の向上が見られるまでの実験回数はリクガメ科、ヌマガメ科においても 20~30 回程度で、大きな差はないように思える (Lopez et.al., 2000, 2001 ; Davis and Burghardt, 2007, 2012 ; Wilkinson et al., 2009 ; Bridgeman and Tattersall, 2019 ; Gutnick et al., 2020)。しかし季節変化が大きい地域で、陸上と水中の環境を行き来するニホンイシガメは複雑な環境に生息する分、より高い認知能力を持つ可能性があるため、今後の詳細な比較研究が望まれる。

謝辞

本研究を行うにあたって、京都大学理学研究科の森哲教授にはフィールド探索の手法から、実験手法、解析手法まで多くのご指導、ご助言を頂いた。動物行動学研究室の皆様にも材料の捕獲や、研究に対する指摘など様々な助力を頂いた。採集の許可を頂いた芦生研究林の方々をはじめ多くのご協力のもと本論文を書くことができた。ここに深く感謝申し上げる。

引用文献

- Bridgeman. J. M. and G. J. Tattersall. 2019. Tortoises develop and overcome position biases in a reversal learning task. *Animal Cognition* 22:265-275.
- Davis. K. M. 2009. Sociality, cognition and social learning in turtles (Emydidae). Unpublished doctoral dissertation, University of Tennessee, Knoxville Tennessee.
- Davis. K. M. and G. M. Burghardt. 2007. Trained and long-term memory of a novel food acquisition task in a turtle (*Pseudemys nelsoni*). *Behavioral Processes* 75:225-230.
- Davis. K. M. and G.M. Burghardt. 2011. Turtles (*Pseudemys nelsoni*) learn about visual cues indicating food from experienced turtles. *Journal of Comparative Psychology* 125(4): 404-410.
- Davis. K. M. and G. M. Burghardt. 2012. Long term retention of visual tasks by two species of emydid turtles, *Pseudemys nelsoni* and *Trachemys scripta*. *Journal of Comparative Psychology* 126 (3):213-223.
- Gutnick. T., A. Weissenbacher and M. J. Kuba. 2020. The underestimated giants: operant

- conditioning, visual discrimination and long-term memory in giant tortoises. *Animal Cognition* 23:159-167.
- 石原重厚・西山尚之. 1978. クサガメ・イシガメのT迷路学習. *爬虫両棲類学雑誌* 7(4):102.
- Kagayama. S. 2020. Geographic variation in the growth of Japanese pond turtles, *Mauremys japonica*, in the flatland and mountain regions of Chiba prefecture, Japan. *Current Herpetology* 39(2):87-97.
- Lin. F-C., P-J. L. Shaner, M-Y. Hsieh, M. J. Whiting and S-M. Lin. 2024. Trained quantity discrimination in the invasive red-eared slider and a comparison with the native stripe-necked turtle. *Animal Cognition* 27:26.
- Lin. F-C., M. J. Whiting, M-Y. Hsieh, P-J. L. Shaner and S-M. Lin. 2021. Superior continuous quantity discrimination in a freshwater turtle. *Frontiers in Zoology* 18(49):1-11.
- López. J., Y. Gómez, F. Rodríguez, C. Broglia, J. Vargas and C. Salas. 2001. Spatial learning in turtles. *Animal Cognition* 4:49-59.
- López. J. C., F. Rodríguez, Y. Gómez, J. P. Vargas, C. Broglia and C. Salas. 2000. Place and cue learning in turtles. *Animal Learning & Behavior* 28 (4):360-372.
- R Core Team. 2022(Accessed on 13 March 2025). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Available at<<https://www.R-project.org/>>
- Roth. T. C. and A. R. Krochmal. 2015. The role of age-specific learning and experience for turtles navigating a changing landscape. *Current Biology* 25:333-337.
- Wilkinson. A., S. Coward and G. Hall. 2009. Visual and response-based navigation in the tortoise (*Geochelone carbonaria*). *Animal Cognition* 12:779-787.
- Wilkinson. A., K. Kuenstner, J. Mueller and L. Huber. 2010. Social learning in a non-social reptile (*Geochelone carbonaria*). *Biology Letters* 6:614-616.
- 矢部 隆. 1994. ニホンイシガメの成長速度について. *爬虫両棲類学雑誌* 15 (4) : 139-140.